

Note sur le stipe hypogé du *Raphia regalis* Becc. (*Arecaceæ-Lepidocarynæ*)

H. JACQUES-FÉLIX, R. LETOUZEY & B. SATABIÉ
(avec la collaboration technique de M. CHALOPIN)

Résumé : Ce grand palmier des sous-bois de forêt dense humide d'Afrique centrale, monoaxial, monocarpique et en apparence acaule, présente en réalité un stipe hypogé géopète, accolé à la touffe de palmes, le tout enveloppé par les gaines foliaires, ce stipe pouvant s'enfoncer à 2-3 m de profondeur. Le développement embryologique et blastogénique est étudié et comparé à celui d'autres Palmiers, mettant en évidence une germination admotive et l'existence d'un stipe-rhizome pour le *Raphia regalis* ; le débat s'ouvre sur la nécessité de reprendre dans son ensemble le problème de la germination des *Arecaceæ* en se basant sur la conception du protocorme. Les rapprochements morphologiques possibles avec des espèces sud-américaines sont soulignés mais aussi les contradictions dans le domaine écologique entre ces différents Palmiers, ce qui laisse dans le doute quant au déterminisme profond de ce phénomène morphologique dans le cas du *Raphia regalis* et des *Arecaceæ* en général.

Summary : This large, monoaxial, monocarpic and obviously stemless palm-tree has its habitat in the undergrowth of the Central African rain forest. It is provided with an hypogaeous stipe. The latter is geopetal and directly connected with the fronds and the whole is surrounded by leaf sheaths. The stipe might descend to a depth of 2 to 3 meters. The embryological and blastogenic development is studied and compared with the ones of other palms, suggesting an admotivous germination and the existence of a stipe-rhizome in *Raphia regalis*. The discussion lays stress on the necessity of reconsidering completely the problem of the germination in *Arecaceæ* with the concept of the protocorm in mind. Possible comparisons on a morphological basis with some South American species are emphasized as well as ecological discrepancies between these taxa. As a result, doubts remain as to the importance of the morphological feature under discussion, in the case of *Raphia regalis* as well as in *Arecaceæ* in general.

Henri Jacques-Félix, René Letouzey et Monique Chalopin, Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Benoît Satabié, Herbar National du Cameroun, BP 1601, Yaoundé, Cameroun.

Dans une publication récente concernant diverses observations phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun (LETOUZEY, 1978), il est écrit que *Raphia regalis* « ne pose guère de problèmes »... ! Grave erreur était cette assertion, non sur le plan taxonomique mais sur les plans morphologique et biologique.

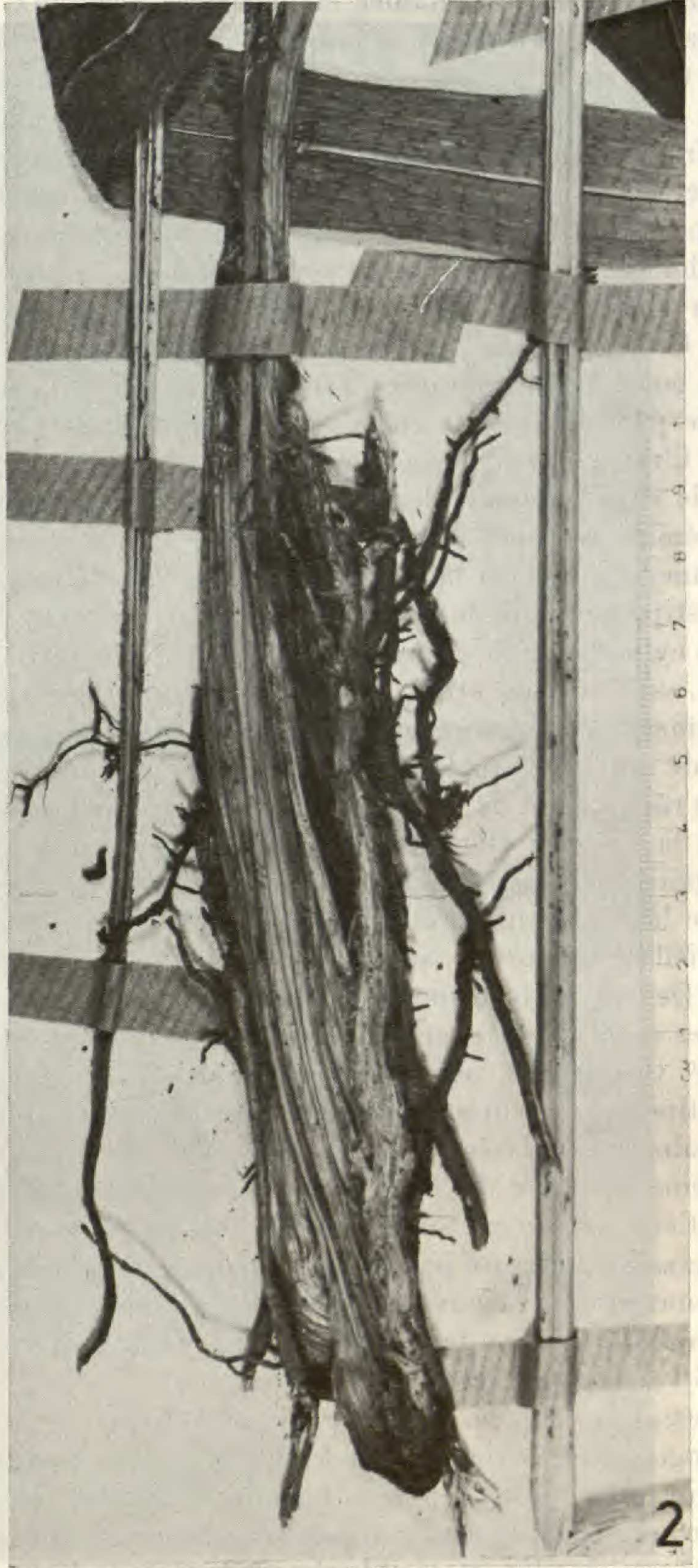
MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE

Comme d'autres observateurs en forêt dense humide d'Afrique centrale (Nigeria du Sud-Est, Cameroun, Guinée équatoriale, Gabon, Congo, Cabinda), nous étions habitués à côtoyer ce magnifique palmier — acaule au-dessus du sol — de sous-bois sur sol sec en général argileux, tout à fait exceptionnellement rencontré sur terrains marécageux (un seul pied isolé pour une cinquantaine de stations camerounaises). L'espèce est facile à reconnaître et bien délimitée systématiquement (avec pour synonyme possible *Raphia insignis* Burret, d'Angola, *vide* ОТЕДОИ, 1975) ; ce palmier forme des taches en plusieurs endroits des forêts camerounaises et gabonaises en particulier, de type toujours verte ou semi-caducifoliée, souvent sur pentes et sommets de collines ne dépassant pas 850 m, aussi sur terrains plats çà et là ; au Cameroun il ne descend guère au-dessous de 500 m, sur les sols sablonneux de la forêt littorale ; il existe cependant vers 200 m dans la région sédimentaire de Mamfe. Pour ce territoire, l'un de nous a publié (R. L., 1978, pl. 11) la carte de près d'une cinquantaine de stations reconnues par lui.

ОТЕДОИ (1974, p. 42) avait signalé que ce palmier, considéré comme acaule au-dessus du sol, avait cependant « a straight short underground stem » atteignant, contrairement à l'opinion courante, « 2 to 3 ft. long ». Nous-mêmes, comme beaucoup d'autres botanistes semble-t-il (MILDBRAED, 1922 ; RUSSELL, 1968 ; HOFF & FLORENCE, 1975-77 ;...) avons négligé les parties souterraines de la plante, jusqu'en février 1979 quand, incidemment, nous avons déterré de jeunes plants, puis des individus plus âgés, dans la région de Lolodorf au Cameroun ; nos recherches ont ensuite été effectuées dans la région voisine de Yaoundé, cette fois sur des individus dont les palmes atteignaient près de 20 m de hauteur au-dessus du sol, les individus mesurant entre 15 et 20 m n'étant nullement exceptionnels pour cette espèce.

Nous avons eu également l'occasion, plus rare cependant, de rencontrer des palmes mesurant 30 m de hauteur depuis le sol, avec base du rachis de 6-8 m. Le nombre de pennes est couramment de 150 à 200 paires et les pennes elles-mêmes ont jusqu'à 2 m de longueur et 8 cm de largeur. Chaque touffe groupe 6-12 palmes développées, coexistant simultanément, rectilignes sauf en extrémité et seulement un peu inclinées vers l'extérieur, l'ensemble simulant de profil un V assez refermé ; les rachis eux-mêmes ont de 10 à 15 cm de diamètre vers la base. Les infrutescences compactes, à nombreuses branches pendantes, s'élèvent verticalement au centre des touffes de palmes, jusqu'à 2-3 m et parfois 5-6 m au-dessus du sol ; elles pèsent sans doute plusieurs centaines de kilogrammes et il n'est pas encore établi si leur développement se fait en une seule année, ou en plusieurs. Les fruits écailleux, à 9 orthostiches, sont d'un rouge foncé brunâtre, fusiformes, atteignant jusqu'à 8×3 cm ; ils ne contiennent qu'une seule graine, dressée, dont le funicule se situe un peu au-dessus de la base rostrée (Pl. 4, 1).

A la suite de ОТЕДОИ (1974), nous pouvons confirmer que ce palmier est monoïque et monocarpique (hapaxanthique) ; après la mort des individus (vers quel âge ?) nous constatons que ceux-ci se décomposent, peut-être lentement ; il resterait alors dans le sol des trous de grandes dimensions, atteignant jusqu'à 2 ou 3 m de profondeur mais, dans la plupart des cas, les termites entrent rapidement en action et le trou est ainsi comblé



Pl. 1. — 1, plantule du *Raphia regalis* Becc. avec graine, appareil hypogé et touffe de palmes ; 2, coupe de l'appareil hypogé d'un jeune plant de *Raphia regalis* Becc. (sur la droite de l'appareil, le stipe géopète).

de terre argileuse remaniée et de débris végétaux, la trace de l'emplacement du palmier ne se manifestant plus alors que par quelques boursouflures de la surface du sol.

C'est aussi à cet endroit que se rencontrent, enterrés, bon nombre de fruits mais les plus superficiels paraissent seuls en mesure de germer. Plus à l'écart des anciennes touffes, les fruits germant ne se trouvent aussi qu'à très faible profondeur sous la litière superficielle. Durée et conditions de germination demeurent à ce jour totalement inconnues et l'expérimentation en ce domaine est restée décevante, sans que l'hypothèse de l'intervention de champignons facilitant la germination ne soit à exclure ; aucun mycélium n'a cependant été rencontré *in vivo* ou sur les coupes anatomiques pratiquées au niveau de l'embryon.

Grâce à la récolte de fruits à différents stades de germination, ainsi que de plantules plus ou moins développées, l'un de nous (H. J.-F.) a pu étudier l'embryologie et la blastogénie particulières de cette espèce, sujet abordé ci-après.

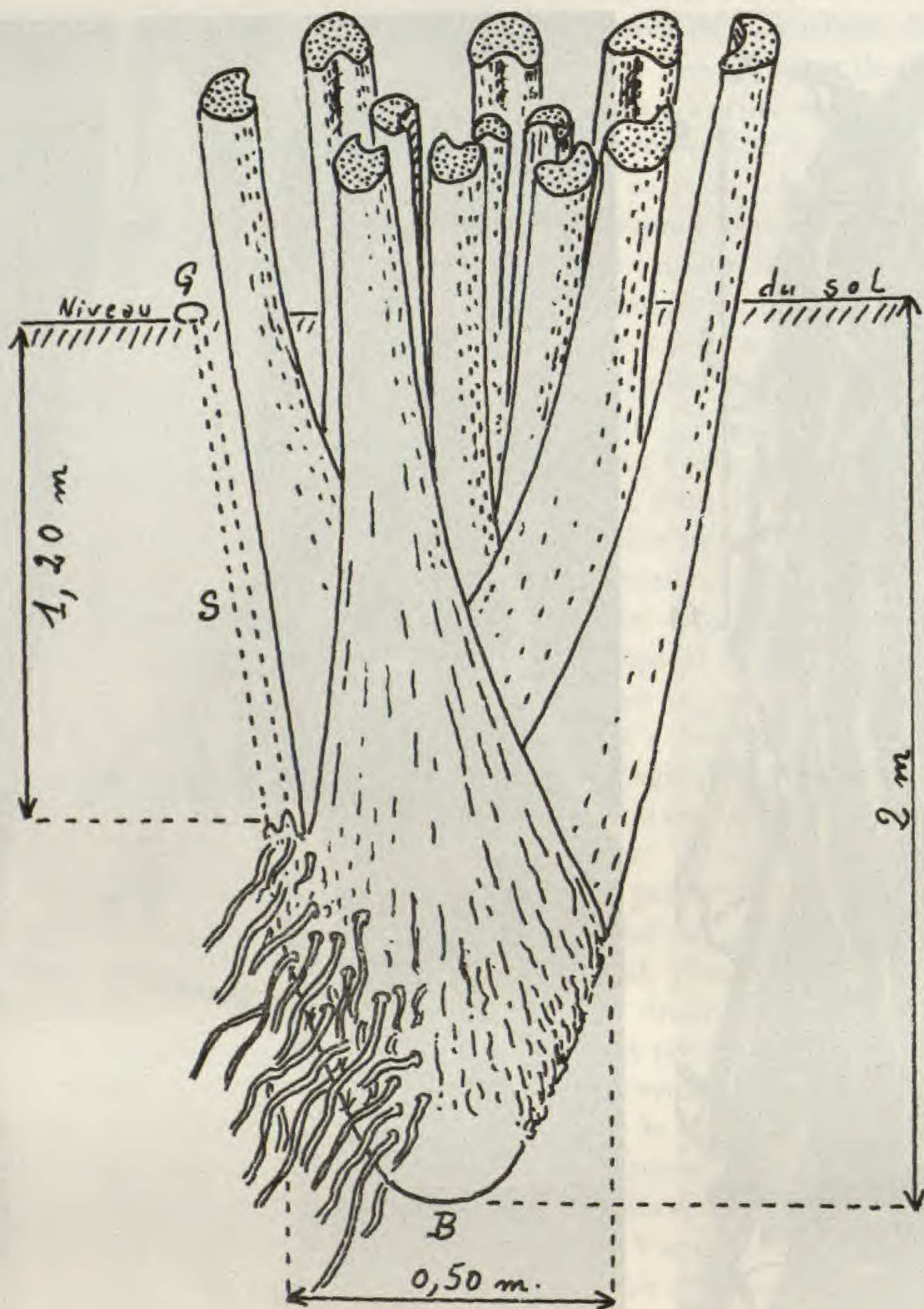
C'est à partir de la graine germant qu'apparaît toute l'originalité du *Raphia regalis* car le stipe émanant de la graine s'enfonce verticalement dans le sol, tête en bas ; à son extrémité un coude abrupt (et non une crosse plus ou moins ouverte comme chez d'autres Palmiers) permet à la touffe de palmes de se dresser au contraire vers le haut et hors du sol, stipe et touffe de palmes restant parfaitement contigus et entourés par un étroit fourreau cylindrique de gaines foliaires protégeant méristème apical et palmes naissantes (Pl. 1, 1). L'extrémité du stipe, englobant ce méristème apical, est en réalité renforcée par l'épaississement d'une gaine foliaire qui constitue un « bouclier » de teinte rose ; dans le jeune âge de la plante, quelque temps après la germination, il s'agit non plus de la gaine externe mais rapidement de l'avant-dernière gaine car l'externe s'ouvre vers le bas en se déchirant, sous la poussée élongatrice du stipe ; cette disposition se retrouve ultérieurement avec les gaines successivement formées (Pl. 2, 1). Le fourreau protecteur se maintient pendant toute la vie de la plante mais il s'évase largement lorsque la touffe de palmes s'épaissit et vieillit, la portion proximale du stipe se désagrègeant pendant ce temps.

De par cette disposition, les racines adventives qui émanent du stipe perforent les gaines et, chez les jeunes palmiers, ces racines relativement courtes se dirigent obliquement à 45° vers le bas, assurant certainement un ancrage favorable à la pénétration géopète du stipe ; ces racines ne se développent extérieurement, le stipe étant accolé à la touffe de palmes, que latéralement par rapport au stipe et à l'opposé de la touffe de feuilles ; le système racinaire du *Raphia regalis* est donc plutôt médiocre et dissymétrique (Pl. 2, 2).

Cette espèce est aussi remarquable par la rapidité et l'importance de cette élongation souterraine : pour un jeune sujet à palmes de 2 m de hauteur seulement, la pointe de l'appareil souterrain se trouve déjà à 20 cm au-dessous de la surface du sol (Pl. 1, 2 ; 2, 2) ; pour un raphia à palmes de 6 m, la profondeur de la partie hypogée atteint 80 cm. L'un de nous (B. S.) a pu « s'attaquer » à un palmier dont la longueur totale des feuilles atteignait 16,5 m au-dessus du sol, les rachis provenant d'une profondeur de près de 2 m portaient ainsi la longueur réelle des palmes à plus de 18 m ; la base, largement arrondie de l'organe souterrain et formant toujours « bouclier » de teinte rose, se situait alors à 2 m au-dessous de la surface du sol, la partie souterraine mesurant elle-même un peu plus de 50 cm de diamètre au niveau du départ visible des premières palmes ; le stipe, garni de racines, désagrégé en extrémité, mesurait encore 80 cm de hauteur et cette extrémité se situait ainsi à 1,2 m sous la surface du sol (Pl. 3). L'existence possible de trous de 2 m de profondeur mentionnée ci-dessus se trouve donc confirmée, profondeur que l'on peut certainement porter à 3 m



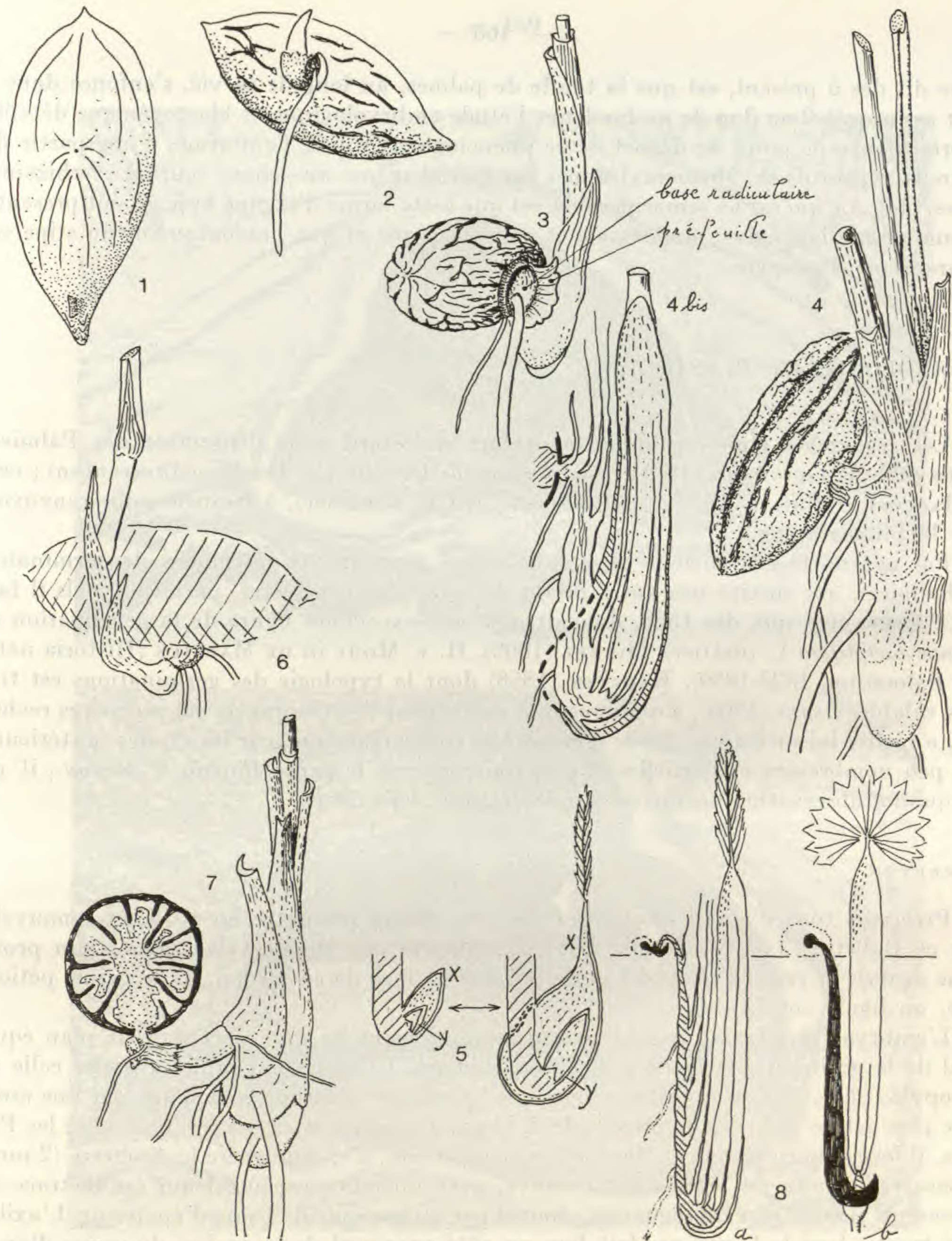
Pl. 2. — Appareil hypogé d'un jeune *Raphia regalis* Becc. s'enfonçant de 20-30 cm dans le sol : 1, vue extérieure (en bas le « bouclier » formé par l'avant-dernière gaine foliaire ; X : niveau du sol et point de départ du stipe-géopète) ; 2, coupe frontale de l'appareil hypogé.



Pl. 3. — Schéma de l'appareil hypogé d'un *Raphia regalis* Becc. à palmes de 16,5 m de hauteur au-dessus du sol.

pour les plus grands palmiers. Il est intéressant de noter que, dans le cas du *Raphia regalis*, le stipe ne se recourbe pas en crosse, en aucune manière, pour devenir alors géofuge ; cette courbure existe au contraire chez certains Palmiers sud-américains, comme on le verra ci-après, et le port en « saxophone » de TOMLINSON (1979) concernant ces Palmiers n'est pas strictement superposable au cas du *Raphia regalis*.

Une conclusion intéressante de cette étude, mais à l'heure actuelle inexplicable peut-



Pl. 4. — Germination et plantules du *Raphia regalis* Becc. : 1, graine fraîche, avec ses deux téguments ; 2, début de germination, le tégument séminal externe est détruit ; 3, plantule de 4 feuilles avec début de croissance géopète ; 4 et 4 bis, plante de 7 feuilles, avec coupe schématique, une gaine a été hachurée ; 5, schéma montrant comment les gaines sont déformées ; 6, plante « anormalement » géofuge, avec entrenœuds longs et cataphylles ; 7, plante géofuge, puis ayant repris sa croissance géopète, après production d'une feuille laminée ; 8, schéma de deux types d'ancrage profond : a, *Raphia regalis*, germination admotive, pousse végétative géopète ; b, *Borassus aethiopum*, germination rémotive (embryon en noir, pousse végétative hachurée). Tout $\times 2/3$, sauf les schémas hors échelle.

il être dit dès à présent, est que la touffe de palmes, au long de sa vie, s'enfonce dans le sol et ce jusqu'à 2 ou 3 m de profondeur ; l'étude embryologique et blastogénique détaillée ci-après montre le point de départ de ce phénomène. En fait, l'enterrage d'une partie des appareils végétatifs de Monocotylédones est quand même une chose courante : rhizomes, bulbes, etc... Ce qui est ici remarquable c'est que cette forme d'organe hypogé soit présentée par une plante longévive, monoaxiale et monocarpique et que l'enfoncement du stipe soit rigoureusement géopète.

EMBRYOLOGIE ET BLASTOGÉNIE

Les recherches embryogéniques sont fort en retard pour l'ensemble des Palmiers. Citons celle de GUIGNARD (1961), sur *Chamærops humilis* L. (doum méditerranéen) ; celle de HACCIUS & PHILIP (1979) sur *Cocos nucifera* L. (cocotier), à laquelle nous renvoyons pour la bibliographie.

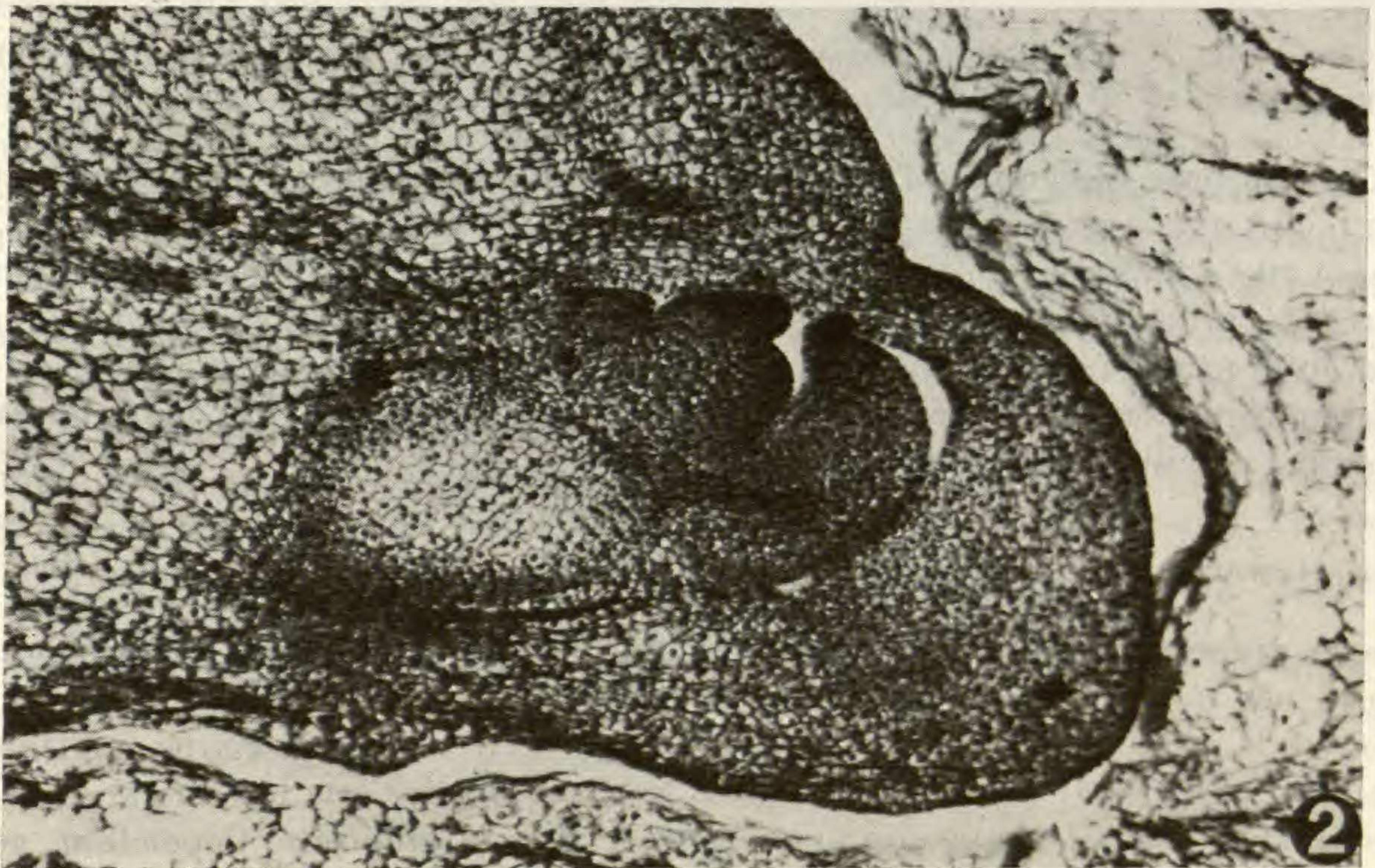
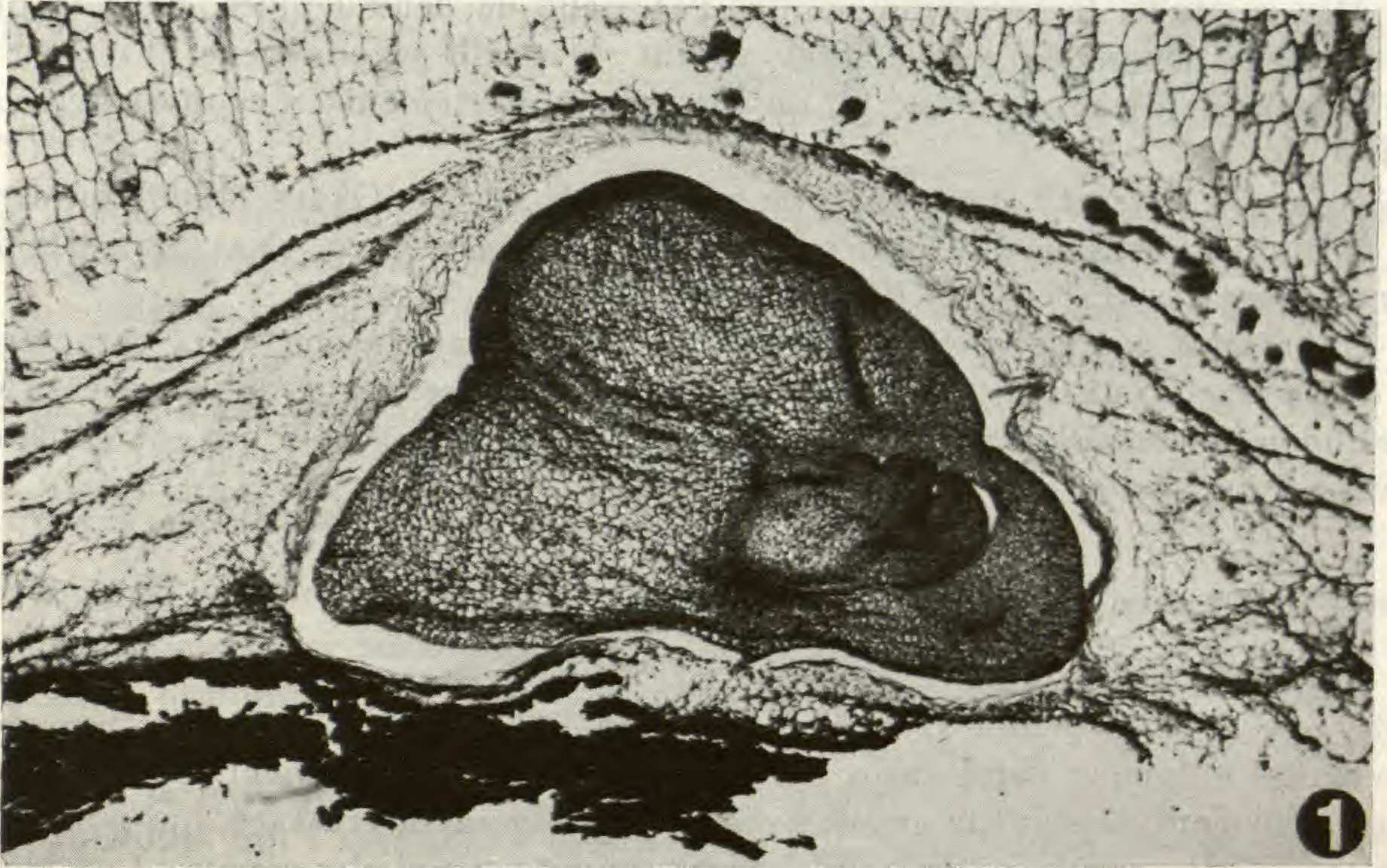
Par contre, la morphologie des embryons à maturité, et les modes de germination des Palmiers, ont suscité très tôt l'intérêt des premiers botanistes, parmi lesquels il faut citer CAMERARIUS qui, dès 1588, donnait déjà une excellente figure de la germination du *Phoenix dactylifera* L. (dattier), MIRBEL (1809), H. v. MOHL in DE MARTIUS (*Historia naturalis Palmarum*, 1823-1850), KARSTEN (1856) dont la typologie des germinations est toujours valable. GATIN (1906), à qui nous renvoyons pour l'historique de ces premières recherches, a réalisé lui-même une étude d'ensemble, restée classique, car les études postérieures sont peu nombreuses et partielles. En ce qui concerne le genre *Raphia* P. Beauv., il n'a fait qu'une observation sommaire sur le *Raphia ruffia* Mart.

EMBRYON

Précisons tout d'abord que, selon une conception présentée en 1957, et renouvelée dans ce Bulletin (JACQUES-FÉLIX, 1982), l'embryon des Monocotylédones est un protocorme acotylé et ramifié. Nous ne parlerons donc ici, ni de cotylédon, ni de gaine, pétiole, fente, ou ligule cotylédonaires.

L'embryon du *Raphia regalis* se situe sensiblement au niveau et dans le plan équatorial de la graine. Il est facile à localiser, tant par les traces du raphé que par celle du micropyle (Pl. 4, 1). Cette position, alors que l'ovule est anatrope, s'explique par une croissance plus active de la région proximale de la graine, ce qui est assez fréquent chez les Palmiers. Il forme un corps ogival, dont la longueur (3 mm) n'excède guère le diamètre (2 mm). Sa base radiculaire est légèrement concave, avec un mucron central qui est la trace du suspenseur. Il est séparé du tégument séminal par un opercule de 1 mm d'épaisseur. L'axilla, où se trouve logé le bourgeon, fait face au côté proximal de la graine, du moins d'après nos quelques extractions.

En coupe sagittale, un embryon, un peu avant maturité, montre qu'il a déjà acquis son diamètre définitif (2 mm) à la base, tandis que son axe n'atteint encore que le tiers de sa hauteur normale ; l'aspect général est celui d'un cône surbaissé (Pl. 5, 1). Cette forme de croissance correspond à une différenciation précoce des organes subordonnés : bourgeon



Pl. 5. — Embryon du *Raphia regalis* Becc. : 1, embryon immature à différenciation précoce, les deux constrictions correspondent, peut-être, au niveau d'émergence hors de la graine ; on remarque le suspenseur et les faisceaux procambiaux, $\times 34$; 2, détail du bourgeon et de sa propre racine, le primordium de la première feuille est déjà circulaire, $\times 88$.

et racine. Cependant, les faisceaux procambiaux de la tigelle haustoriale sont également visibles. Dès ce stade, le bourgeon montre l'ébauche de deux feuilles, dont la première est déjà circulaire. Quant à la racine, il est évident : 1) qu'elle est endogène, et n'est d'aucune manière la radicule du protocorme ; 2) qu'elle est manifestement en rapport avec le bourgeon (Pl. 5, 2).

Cet embryon s'assortit donc au type général, décrit par GATIN (1906) sur *Archontophœnix*, et auquel se rapportent également *Elæis guineensis* Jacq. (VALLADE, 1966a & b) et *Cocos nucifera* L. (HACCIUS & PHILIP, 1979).

Un embryon à complet développement ne montre pas de nouveaux caractères : les feuilles du bourgeon, et la tigelle haustoriale, sont seulement plus développées. Même à ce stade, on ne reconnaît pas encore l'ébauche de la racine axiale qui est généralement la deuxième à apparaître lors de la germination.

GERMINATION ET PLANTULE

La diaspore n'oppose aucune difficulté mécanique à la germination : les écailles crustacées du péricarpe se défont facilement à l'humidité ; le mésocarpe, de 5 mm environ d'épaisseur, est pulpeux ; l'endocarpe est papyracé. Même le tégument séminale externe se désagrège facilement, laissant la graine avec un seul tégument crustacé, qui porte en creux les empreintes de la vascularisation, et dont les ruminations radiales pénètrent profondément l'albumen (Pl. 4, 7).

GERMINATION

Dès que la base radiculaire a extrait le bourgeon, elle s'épaissit en appressorium, en ce même temps que la partie haustoriale interne s'accroît, de sorte que l'embryon se trouve étroitement rivé à la paroi séminale (Pl. 4, 2). Ainsi fixé, il ne s'allonge plus ; il émet une racine précoce (celle que nous avons reconnue sur l'embryon) ; l'axilla s'entrouve en forme de coupe, livre passage à la première feuille, puis ses marges s'allongent encore un peu et s'amincissent pour former la préfeuille (Pl. 4, 3). Une deuxième racine, plus robuste, naît ensuite dans l'axe de la base radiculaire.

ANCRAGE PROFOND DU *Raphia regalis*

A cette première étape de la germination, la pousse feuillée offre un tropisme normal. Cependant, peu après, dans les conditions habituelles, elle présente une gibbosité basale que recouvre la première cataphylle en forme de sac (Pl. 4, 3). Une coupe sagittale d'une plantule plus âgée (Pl. 1, 2 ; 4, 4, 4 bis) nous fait comprendre que la croissance de la tige est franchement géopète et que son apex se situe dans la gibbosité. Cependant, cet apex étant un peu crochu, les ébauches foliaires, et les feuilles elles-mêmes, sont dressées (Pl. 4, 5). Sous la pression du stipe, qui s'épaissit à chaque émission foliaire, les gaines turgescents se distendent et se déforment plus ou moins selon leur position sur la tige, où leur attache forme une ligne hélicoïdale ; elles enveloppent constamment les deux parties à contresens de la plante : stipe géopète, rachis foliaires géofuges, ce qui fait croire qu'il y a soudure. Puis, les plus anciennes se fendent et dénudent plus ou moins la face externe du stipe.

C'est sur cette face que se forment la presque totalité des racines adventives qui s'enfoncent obliquement dans le sol (Pl. 2, 1). Ce processus se poursuit jusqu'aux profondeurs et dimensions indiquées plus haut.

ANOMALIES

Sous l'effet de conditions que nous ne connaissons pas, certaines plantules (Pl. 4, 6) sont géofuges, ont des entrenœuds longs, n'ont pas de feuilles différenciées, ni d'autres racines que celles de l'embryon. Il est certain que, sous peine de dépérir, elles doivent assurer leur ancrage, comme celle que nous figurons (Pl. 4, 7), dont la croissance géopète reprend après *formation d'une feuille laminée*.

CARACTÈRES ANATOMIQUES DU CÔNE VÉGÉTATIF

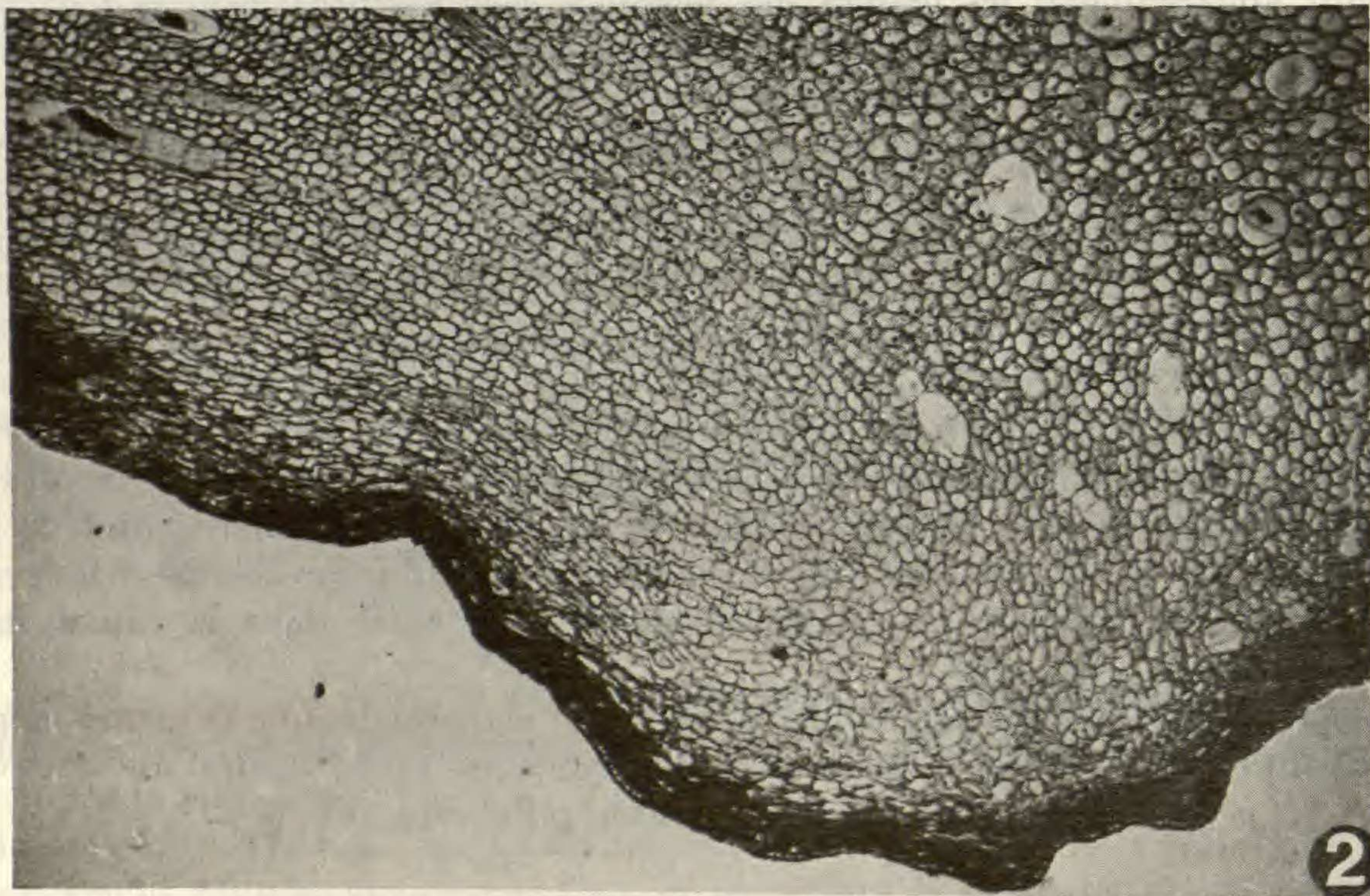
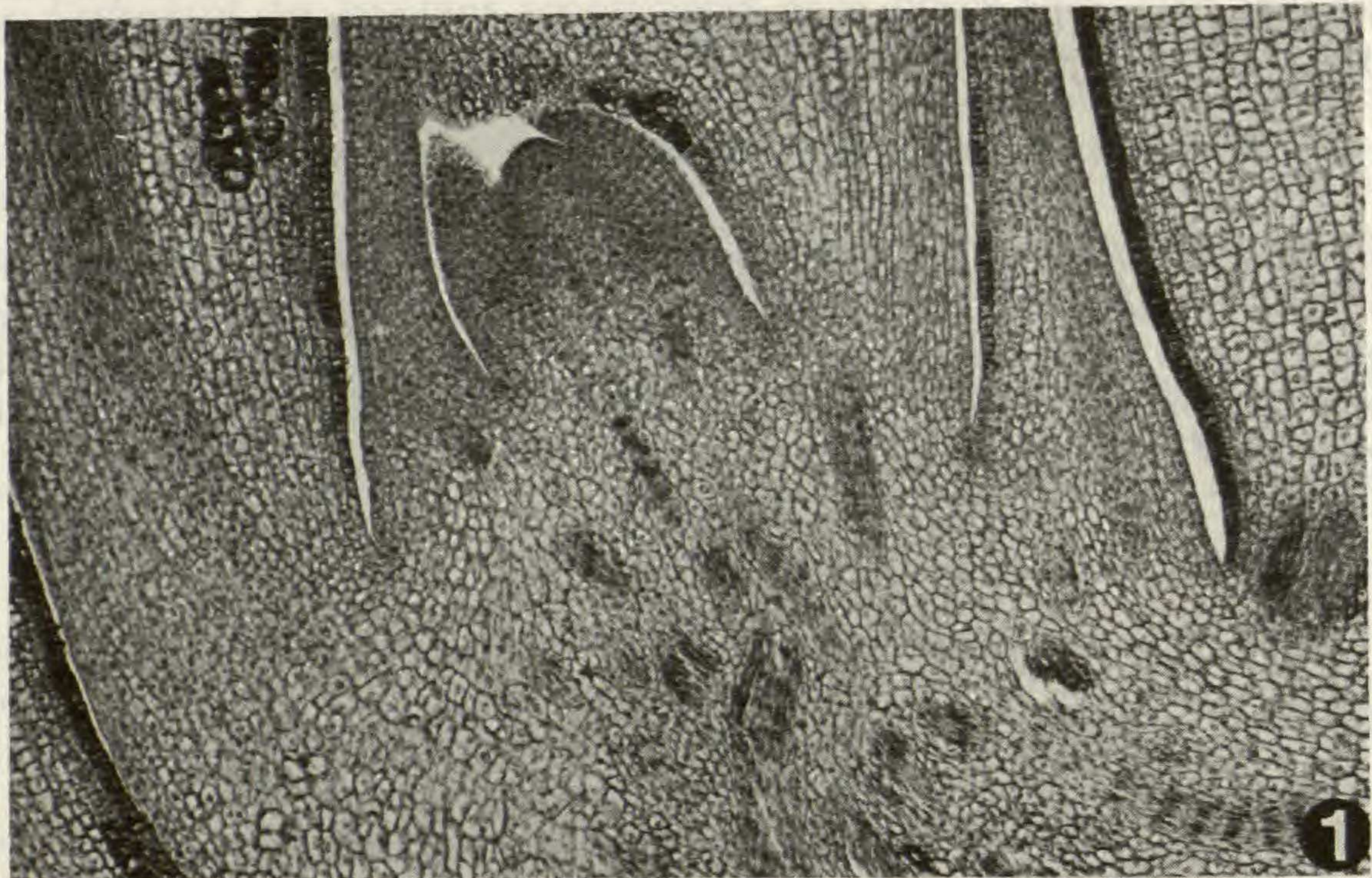
Cet examen permet de constater, mais non d'expliquer, comment une même auxine agit de façon inverse, sur les feuilles d'une part, sur le stipe d'autre part, en maintenant une constante courbure de croissance. En effet, le point végétatif, bien que tourné vers le haut, se trouve entraîné, à reculons, vers le bas, avec l'allongement du stipe, auquel il fournit cependant le matériel cellulaire. On peut rapprocher cette particularité de celle des bulbes et rhizomes qui « corrigent » leur profondeur par une courbure temporaire.

Ce sont apparemment les feuilles qui jouent le rôle essentiel dans le déterminisme et la réalisation des tropismes. En effet, en ce qui concerne le déterminisme, nous avons noté une relation, que nous pouvons supposer de cause à effet, entre le manque de feuilles fonctionnelles et le tropisme aberrant de certaines plantules (Pl. 4, 6). Quant à la croissance dissymétrique, qui assure la courbure, elle est due aux allongements sectoriels inégaux des bases foliaires, dont on connaît l'importance dans l'édification des tiges chez les Monocotylédones. Du côté interne, les cellules se divisent et s'allongent peu, de sorte que la base foliaire ne détermine pas d'allongement notable du stipe, auquel elle est immédiatement connectée par ses faisceaux vasculaires. Par contre, les secteurs foliaires externes manifestent une activité méristématique qui commence sur les plus jeunes feuilles (Pl. 6, 1). Par la suite l'allongement cellulaire se poursuit sur les feuilles qui se dégagent des gaines précédentes, et finissent par former le sac qui enveloppe la partie pénétrante de la plante. Sur notre figure (Pl. 6, 2) il est facile de reconnaître la contribution foliaire à la formation du parenchyme turgescant, tardivement vascularisé, qui entre dans la constitution du stipe.

Ce mode de croissance des gaines foliaires nous fait comprendre que la plante ne pénètre pas dans le sol à la façon d'un coin, comme une racine, mais à la façon d'une excavatrice, ce qui provoque l'écrasement de quelques assises cellulaires (Pl. 6, 2).

DISCUSSION

GATIN (1906) avait déjà fait cette remarque que la germination des Palmiers se fait en deux étapes : extraction de la base radicaire et de son bourgeon ; puis germination proprement dite. La germination du *Raphia regalis* Becc., telle que nous l'avons décrite, est admotive, ce qui signifie, selon la définition de L. C. RICHARD (1811), que le bourgeon



Pl. 6. — Pousse végétative (plantule de 4 feuilles) du *Raphia regalis* Becc., le côté externe est à gauche : 1, point végétatif ; on remarque à gauche, à partir de la feuille la plus récente, l'éventail des cellules méristématiques ; 2, tissu folio-caulinaire formant le coude de la plante ; la croissance est plus active à gauche ; cellules sous-épidermiques écrasées ; les grandes cellules claires contiennent des raphides, $\times 88$.

se développe aussitôt, sans allongement de l'embryon, ce en quoi elle diffère de la germination rémotive, dont nous reparlerons. Le déroulement de cette germination admotive est identique chez de nombreuses espèces : *Archontophœnix* et autres (GATIN, 1906) ; *Elæis guineensis* (palmier à huile) (VALLADE, 1966b) ; etc. C'est-à-dire que l'apparition des racines séminales se fait dans l'ordre que nous avons indiqué. Par la suite, il peut se former encore quelques racines temporaires sur l'embryon, mais ce sont essentiellement celles de la pousse végétative qui constituent l'appareil racinaire, comme cela est de règle chez les Monocotylédones. Pour GATIN (1906), il s'agit d'un embryon « courbe » ; la première racine émise est qualifiée de « radicule » ; la seconde « jouant le rôle de racine principale » est dite « latérale », car elle se forme latéralement à la précédente, bien qu'elle soit précisément axiale. Ce sont là des appréciations morphologiques, sans considération organographique, et notre interprétation est différente. Tout d'abord parce que nous concevons le corps même de l'embryon, ou axe primaire, comme un protocorme haustorial, dont la base même est la radicule. En conséquence : 1) le point végétatif n'est pas la gemmule axiale, mais le bourgeon d'un rameau, dont la préfeuille, plus ou moins bien individualisée, est la ligule ou ochréa des auteurs ; 2) les racines sont adventives, la première émise est celle du nœud préfoliaire, alors que la deuxième serait celle du protocorme, mais nous n'avons pas eu l'occasion d'en observer la genèse.

L'originalité du *Raphia regalis* ne tient donc pas au type d'embryon, ni à la germination elle-même, mais à son ancrage profond, ce qui le distingue des palmiers bien connus, comme le Cocotier et le Palmier à huile, par ex. ; puis au fait que cet ancrage est assuré par la pousse végétative, ce qui le distingue des palmiers à germination rémotive, comme *Borassus æthiopum* Mart. (rônier), par ex. Ce mode d'établissement n'a donc jamais été signalé en Afrique. Par contre, plusieurs espèces américaines présentent ce caractère, dont une espèce de *Sabal* décrite et figurée pour la première fois par MOHL in DE MARTIUS (1823-1850). Cette description originale a été reprise par plusieurs auteurs. BAILLON, dans son Histoire des Plantes (1895), donne une bonne figure du *Sabal minor* Pers. (= *S. adansonii* Guerns) ; malheureusement, il renverse le sens du processus, et parle d'un système racinaire qui remonte vers la surface. Cette illustration a été reprise par EMBERGER (1960 : 1056). RAWITSCHER & RACHID (1946) donnent de bonnes descriptions et figures des Palmiers (*Acanthococos* sp., *Attalea exigua* Drude) à souche profonde, qui croissent parmi des feuillus à xylopoies, dans les « Campos cerrados » du Brésil méridional. TROCHAIN a repris ces illustrations (1980 : 316)¹. CORNER (1966) rassemble la documentation sur ces Palmiers qu'il suppose exclusivement américains. Enfin, TOMLINSON (1979) utilise l'expression imagée de « saxophone » pour désigner le port de certains palmiers des genres *Rhopalostylis* Wend. & Drude, *Sabal* Adans. et *Syagrus* Mart., etc., dont le stipe reprend une croissance géofuge à une certaine profondeur.

En réalité, ces observations ne sont guère précises et peuvent concerner plusieurs modes de germination. Dans sa typologie, KARSTEN (1856) appelle stolon, la pousse végétative qui enterre la plantule, ou l'écarte de la graine ; il distingue le type « *Sabal* », dont l'enterrage se fait par un tel stolon (= *Raphia regalis*), du type « *Copernicia* », dont l'enterrage se fait par allongement de l'embryon (= *Phœnix* L.). Mais, selon les descriptions et

1. La figure 88 de l'ouvrage de TROCHAIN comporte une erreur dans sa légende : Il faut lire « à gauche » pour *Attalea exigua* Drude et « à droite » pour *Acanthococos* sp.

figures de GATIN (1906 ; 1913), la germination du *Sabal palmetto* R. & S. (= *S. umbraculifera* Mart.) serait mixte ; elle commencerait « comme celle d'un *Phœnix* » et se poursuivrait par la croissance d'un stolon vers le bas. La germination de *Raphia regalis* serait donc un peu différente de celle des palmiers américains, au moins pour l'espèce citée par GATIN.

Une remarque est à faire à ce sujet. Il est probable que les deux types de germination, reconnus par L. C. RICHARD, sont surtout morphologiques, et ne correspondent pas toujours à des structures particulières. C'est-à-dire que des embryons du type *Raphia*, par ex., pourraient présenter variablement des germinations dites admotives ou rémotives, au gré d'un allongement plus ou moins important de la base radiculaire. Ce qui expliquerait que des espèces d'un même genre soient rangées dans l'un ou l'autre type ; ou bien encore qu'une même espèce, comme celle décrite par GATIN, puisse réaliser son ancrage par deux modes différents. Par contre, ce serait des embryons de structure particulière (celui du rônier, par ex.) qui auraient une germination typiquement rémotive, avec intervention nécessaire d'une racine tractile.

Certains observateurs ont pensé que la production préalable d'un stolon horizontal, avant ancrage, était caractéristique de quelques palmiers américains. En ce qui concerne le *Raphia regalis*, nous avons vu qu'il s'agissait d'un comportement accidentel.

AUTRES MODES D'ANCRAGE DES PALMIERS : GERMINATION RÉMOTIVE

Deux Palmiers africains, présents au Cameroun, *Borassus æthiopum* Mart. et *Hyphæne thebaica* (L.) Mart. (doum tropical), respectivement des Domaines soudanien et sahélien, ont un mode d'ancrage bien différent de celui que nous venons de décrire.

Chez ces deux espèces, la germination est rémotive, c'est-à-dire que c'est l'embryon lui-même qui est tiré profondément dans le sol par une racine axiale, avant que ne commence l'activité du bourgeon. Dans les conditions de cette germination il n'y a pas de tropismes « anormaux », puisque c'est la base radiculaire de l'embryon qui est géopète, comme cela est normal, et que la pousse végétative, préalablement enterrée, est géofuge, comme cela est normal (Pl. 4, 8).

Les différences morphologiques qui découlent de ces deux types de germination sont évidentes. Dans le cas du *Borassus*, polycarpique et à stipe aérien, l'embryon joue le rôle de plantoir ; après sa disparition, rien n'indique comment l'implantation profonde s'est faite. Quant au *Raphia regalis*, monocarpique et qualifié d'acaule, on peut dire que son stipe est un rhizome, dont l'allongement est probablement nécessaire à son épaissement.

CONCLUSIONS

Le mode d'ancrage du *Raphia regalis* est remarquable par l'autofonctionnement qui en autorise les performances. Il y a concomitance, dès le début, entre la croissance géopète du stipe et le maintien à la lumière des feuilles assimilatrices. C'est ce qui le distingue de celui du *Borassus æthiopum*, qui ne peut se réaliser que grâce aux réserves de la graine.

Nous ne pouvons que souligner la puissance du tropisme géopositif qui détermine l'incursion profonde du stipe du *Raphia regalis*, ou encore qui s'exerce successivement sur l'embryon, puis sur le stipe chez *Sabal palmetto* selon GATIN. Il semble enfin, d'après

les anomalies que nous avons signalées, que le facteur physiologique de ce tropisme soit parfois défaillant ou perturbé.

Malgré les bonnes études faites autrefois sur la germination des Palmiers, le sujet mériterait d'être repris, dans son ensemble, en se basant sur la conception du protocorme.

CAS DES AUTRES ESPÈCES DE *RAPHIA* ET PROBLÈMES ÉCOLOGIQUES

En ce qui concerne les autres espèces de *Raphia* camerounais, l'appareil souterrain n'a pas fait l'objet d'observations particulières. Après avoir souligné que la taxonomie du genre est encore bien balbutiante en Afrique centrale (et même en Afrique occidentale et orientale), on peut exclure, des comparaisons possibles avec le *Raphia regalis*, les espèces à stipe aérien (et que l'on peut considérer comme polycarpiques), telles que *Raphia hookeri* Mann & Wendl. et *Raphia vinifera* P. Beauv. Parmi les autres espèces polycarpiques mais en apparence acaules ou à stipes masqués par la prolifération des rameaux périphériques, sont de même à exclure *Raphia monbuttorum* Drude, accompagné des espèces en apparence morphologiquement voisines, encore bien mal connues au plan taxonomique. Seule l'espèce acaule des zones montagneuses de l'Ouest camerounais, *Raphia farinifera* (Gaertn.) Hyl., également monocarpique, pourrait retenir l'attention ; des observations superficielles permettent déjà de mettre en doute l'existence d'un appareil hypogé analogue ou du moins aussi important.

Par cet appareil hypogé, le *Raphia regalis* paraît donc constituer une exception au sein des *Raphia* d'Afrique centrale ; non moins originale est son écologie puisque c'est la seule espèce de sols fermes, non marécageux.

Si l'on se reporte au *Sabal palmetto* et surtout aux *Acanthococos* sp. et *Attalea exigua* (Palmiers sud-américains évoqués ci-dessus et dont l'appareil souterrain est très semblable à celui du *Raphia regalis*, étant même très « plié » au moins dans le jeune âge chez *Acanthococos* sp. et s'enfonçant ensuite à 0,5-0,7 m de profondeur, avec racines descendant à 1,5 m), on voit qu'il est difficile d'établir des relations entre morphologie et écologie : Le *Raphia regalis* est en effet un palmier de sous-bois de typique forêt dense humide en Afrique centrale, alors que les trois autres sont des Palmiers de forêts sèches ouvertes (« campos cerrados ») mais aussi, encore pour le Brésil, de « restingas » sableuses côtières dans le cas de *Diplothemium maritimum* Mart. cité également par RAWITSCHER & RACHID (1946). Ces auteurs considèrent que, pour la région de São Paulo, les « campos cerrados » représentent une forme de dégradation de forêts plus denses et plus humides ; la morphologie des trois premiers Palmiers mentionnés correspondrait pour ces auteurs à une forme d'adaptation à des conditions devenues plus xériques. Alors que ce raisonnement est sans doute valable pour d'autres espèces à souches renflées (« xylopoïdes », bien différents en réalité des appareils hypogés des Palmiers) telles *Jacaranda decurrens* Cham., *Cochlospermum insigne* St. Hil. citées par RAWITSCHER & RACHID, le cas du *Raphia regalis* vient infirmer de telles conclusions écologiques. On est alors obligé de se reporter vers de très hypothétiques diversifications génétiques à l'intérieur de la famille des *Arecaceæ*.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON, H., 1895. — *Histoire des Plantes* 13 : 252, fig. 194-195.
- CORNER, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms*, 393 p., Londres.
- EMBERGER, L., 1960. — *Traité de Botanique* 2 (2) : 1056, Paris.
- GATIN, C. L., 1906. — Recherches sur la germination des Palmiers. *Ann. Sci. Nat.*, sér. 9, 3 : 189-314.
- GATIN, C. L., 1913. — *Les Palmiers*, 338 p., Paris.
- GUIGNARD, J.-L., 1961. — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le *Chamærops humilis* L. *C. R. Acad. Sci.* 257 (17) : 1834-1836.
- HACCIUS, B. & PHILIP V. J., 1979. — Embryo Development in *Cocos nucifera* L. A critical Contribution to a General Understanding of Palm embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.
- HOFF, M. & FLORENCE J., 1977. — Note sur une Raphiale du Gabon. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar* 56 : 191.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., sect. B, *Adansonia* 4 (1) : 3-40.
- LETOUZEY, R., 1978. — Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, 18 (3) : 293-325.
- MILDBRAED, J., 1922. — *Wiss. Ergeb. deutsch. Zentr.-Afrika Exped. 1907-08*, 2) Botanik : 83, tab. 55, Leipzig.
- OTEDOH, M. O., 1974. — The re-discovery of *Raphia regalis* in Nigeria. *Journ. Niger. Inst. Oil Palm Res.* 5 : 41-44.
- OTEDOH, M. O., 1975. — The distribution of *Raphia regalis* Becc. (Palmae) in Africa. *Nigerian Field* 40 (4) : 172-178.
- RAWITSCHER, F. K. & RACHID M., 1946. — Troncos subterranos de plantas brasileiras. *Ann. Acad. Brasil. Ciencias* 18 (4) : 261-280.
- RUSSELL, T. A. in HEPPER F. N., 1968. — *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 3 (1) : 162-166, fig. 375 f.
- TOMLINSON, P. B., 1960. — Essays on the morphology of palms. 1, Germination and seedlings. *Principes* 4 : 56-61.
- TOMLINSON, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126, Actual. bot. : 227-232.
- TROCHAIN, J.-L., 1980. — *Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique*, 488 p., Toulouse.
- VALLADE, J., 1966a. — Aspect morphologique et cytologique de l'embryon quiescent d'*Elæis guineensis* Jacq. *C. R. Acad. Sci.* 262 : 856-859.
- VALLADE, J., 1966b. — L'évolution de l'embryon d'*Elæis guineensis* Jacq. au cours de la germination. *C. R. Acad. Sci.* 262 : 989-992.